Vestnik zoologii, **37**(1): 49–59, 2003

УДК 598.322:591.5(477.5)

РАЗМНОЖЕНИЕ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ, *GRUS GRUS*, НА ВОСТОКЕ УКРАИНЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

ПОСВЯЩАЕТСЯ И. Б. ВОЛЧАНЕЦКОМУ

С. В. Винтер [1], П. И. Горлов [2]

[1] *Ziegelhüttenweg, 58, Frankfurt/Main, 60598 Germany*
E-mail: christiane.koerner@t-online.de
[2] *Азово-Черноморская орнитологическая станция, Ленина, 20, Мелитополь, 72301 Украина*
E-mail: station@melitopol.net

Получено 14 декабря 1999

Размножение серого журавля, *Grus grus*, на востоке Украины в зависимости от погодных условий. Винтер С. В., Горлов П. И. — На основании данных 13 сезонных наблюдений за размножением серого журавля, *Grus grus* (Linnaeus, 1758), на востоке Украины установлено, что откладка яиц в локальной популяции (на юге ареала) происходит тем позднее, чем ниже среднесуточные температуры воздуха предгнездового периода; при изменении последних на 1,0°C, сроки снесения половины яиц сдвигаются на 1,12 сут, что можно объяснить как состоянием кормовой базы, так и степенью готовности стаций (птицы не строят гнездо до тех пор, пока лед не растает). Аналогичная зависимость показана и для соседей серого журавля по биотопу — кряквы (*Anas platyrhynchos*) и певчего дрозда (*Turdus philomelos*). Предположено, что связь между сроками начала гнездования и температурами предгнездового периода видоспецифична и характерна для большинства птиц умеренных широт с сезонным климатом.

Ключевые слова: серый журавль, размножение, погодные условия, корреляция.

Reproduction of the Common Crane, *Grus grus*, in the East of Ukraine Depending on Weather Conditions. Winter S. V., Gorlov P. I. — Thirteen breeding seasons of Common Crane, *Grus grus* (Linnaeus, 1758), in the east of Ukraine are analyzed. Dates of egg laying in a local population in the south of breeding range are found to be so later as daily average air temperatures before breeding season are lower. Median dates of egg laying are altered by 1.12 days as these temperatures change by 1.0°C. The mechanism, which explains such a phenomenon, is proposed: low temperatures before breeding season influence the terms of Common Crane breeding directly (birds can not build the nest before ice thawing) and indirectly as well (by means of forage reserves). The similar relationship was found for the neighbour species in the same biotopes — Mallard Duck (*Anas platyrhynchos*) and Song Thrush (*Turdus philomelos*). Such relationship between the beginning terms of breeding period and air temperatures before breeding is supposed to be specific for different species and typical for the most birds in middle latitudes with temperate climate.

Key words: Common Crane, breeding, weather condition, correlation.

Введение

Данные литературы о размножении серого журавля, *Grus grus* (Linnaeus, 1758), характеризуют преимущественно организменный и видовой уровни организации (Heinroth, Heinroth, 1928; Niethammer, 1942; Судиловская, 1951; Кістяківський, 1957; Moll, 1963, 1973; Makatsch, 1970, 1974; Walkinshaw, 1973 a; Johnsgard, 1983; Флинт, 1987; Prange et al., 1989). Сведения о популяционном уровне — особенно важном в современной эволюционной биологии — практически отсутствуют. Впервые изучение популяционных характеристик вида было предпринято лишь в 1980-х гг. (Bylin, 1980 a, 1980 b; Mewes, 1980, 1988; Nilsson, 1982 a, 1982 b).

В отличие от Западной Европы, исследования этого вида в Украине сводились пока к изучению его распространения, а специальных работ о гнездовании мало (Белик, Ветров, 1990; Винтер и др., 1990, 1996; Гаврись, Слюсар, 1996; Winter, 1996; Winter et al., 1999). За 130 лет изучения серого журавля на Украине известны находки 26 гнезд, размеры 14 яиц и 8 гнезд, масса 8 яиц (разной насиженности из 4 гнезд), а для 2 яиц описана окраска (Goebel, 1879; Сомов, 1897; Вальх, 1911; Гав-

риленко, 1929; Данилович, 1933; Кістяківський, 1957; Сиохин, 1982; Грищенко, 1988; Булахов и др., 1989; Яремченко и др., 1989; Белик, Ветров, 1990; Гаврись, Слюсар, 1996).

Идея изучения фенологии размножения журавлей принадлежит Л. Уокиншоу (Walkinshaw, 1973 b), надеявшемуся выяснить межвидовые различия у данного семейства. Вероятно, анализ динамики размножения особенно важен для широко распространенных видов как показатель особенностей адаптации слагающих вид популяций. О фенологии размножения серого журавля в Западной Европе известно немного: в Шлезвиг-Гольштейне в 2 случаях первые яйца снесены в III декаде марта, в 11 — в I, в 6 — во II и в 2 — в III декаде апреля, а в 2 гнездах — в I декаде мая (одна майская кладка была первой, вторая — повторной (Neumann, Schmidt, письм. сообщ.; Moll, 1973 *). Л. Уокиншоу (Walkinshaw, 1973 b) приводит декадные сроки откладки яиц 69 парами серых журавлей в условиях Северной Европы. Данные по Финляндии (Karlin, Raivio, 1987) разделены лишь на 3 временные группы (до 31.05, 1—20.06 и после 21.06.) и характеризуют 4—5 последних десятилетий, а самая ранняя кладка отмечена на юге страны — 16.04. Более поздняя информация об откладке яиц этим видом в Германии (Prange et al., 1989) исчерпывается крайними датами: с начала III декады марта до конца I декады мая, при этом динамика процесса не охарактеризована.

Итак, пока не известно, какова динамика размножения пар в конкретной точке (на небольшом участке) ареала. От каких параметров среды она зависит? Как она может изменяться вслед за изменениями погоды и состоянием среды в разных точках ареала? Задача настоящих исследований — поиск ответов на эти вопросы.

Материал и методы

Наши данные собраны на 3 стационарах, удаленных между собой на 60, 120 и 180 км: в Самарском лесу, на Изюмской луке р. Северский Донец и Серебрянском лесничестве Кременского ГЛОХ (Днепропетровская, Харьковская и Луганская обл. Левобережной Украины). Все они расположены в подзоне лесостепи, на южной границе ареала серого журавля (рис. 1). Полевые работы проводились в такие сроки: 1) в Самарском лесу: 7.04—16.05.1992; 7.04—20.05.1993 (2 сезона, 84 сут); 2) на Изюмской луке: 6.04—20.09.1989; 1.03—14.09.1990; 21.03—30.05.1991; 26.04—20.05.1992; 2.05—25.05.1993; 20—30.04.1994; 7.04—11.09.1995; 8—14.05.1997; 17.04—16.05.1998 (9 сезонов, 633 сут); 3) в Серебрянском лесничестве: 17—26.04.1997; 25.04—15.05.1998 (2 сезона, 31 сут). Общая продолжительность полевых наблюдений составила 750 сут, обследованы 279 гнезд серого журавля.

В эти годы обнаружены 11 гнезд с первым яйцом, а позднее наблюдали процесс вылупления, что позволило установить продолжительность насиживания. Многие кладки взвешивали в процессе насиживания не менее 2 раз, получая данные о скорости уменьшения удельной массы яиц (в г/см^3/сут) за период инкубации. В 80—90% всех гнезд удалось наблюдать вылупление птенцов. По ежегодно корректируемым графикам изменения удельной массы яиц нам удавалось с высокой точностью рассчитывать предполагаемое время вылупления птенцов, а потом контролировать расчеты наблюдениями за этим процессом (подробности в следующей статье). Таким образом, установлены даты снесения 259 яиц в 137 гнездах на 3 стационарах (Самарский лес — 26 яиц в 13 гнездах, Изюмская лука — 203 в 109, Серебрянское лесничество — 30 в 15 гнездах).

Сравнение наших измерений температуры воздуха (взяты 3 «отрезка»: 6—17.04.1990, 11—29.04 и 10—24.05.1991, протяженностью 37 сут) и данных Изюмской метеостанции (за то же время) показало очень высокую достоверность коэффициента корреляции ($r = 0,95$; $\beta > 0,999$) при недостоверной разнице средних ($12,06 \pm 0,53$ против $11,15 \pm 0,47$°C) и очень сходных коэффициентах вариации ($Cv = 26,5$ и 25,4%). Поэтому использование нами в дальнейших расчетах данных Изюмской метеостанции (расположенной в 9—23 км восточнее стационара Изюмская лука) вполне корректно и не нуждается во введении специальных поправок.

Расчеты проведены по общепринятым методикам биостатистики (Плохинский, 1970; Köhler et al., 1984) при помощи программируемого scientific calculator EL-531 GH (Sharp); графики выравнивали на компьютере по программе Cricket Graph, Software (215) 251—9890.

Результаты

Ф е н о л о г и я   р а з м н о ж е н и я. В 1989—1998 гг. откладка яиц в 137 гнездах серого журавля на 3 стационарах проходила с последних чисел марта до середины мая (табл. 1). Их максимум приходился на I и II декады апреля (208 яиц из 259, или 80,3%). Самая ранняя откладка яиц в Самарском лесу отмечена 27 и 29.03 (1992 и 1993 гг., средняя дата 28.03), на Изюмской луке — 30.03—5.04 (1989—1995; 1997—1998 гг., средняя за 9 сезонов — $2,04 \pm 0,59$), в Серебрянском лесничестве — 7.04 (1997 и 1998 гг., в один день). Наиболее поздние кладки яиц зарегистрированы здесь соответственно 29.04—2.05 (средняя — 30.04), 23.04—

* К сожалению, авторы не указывают, за один или несколько сезонов и в какие годы собраны эти данные.

Таблица 1. Динамика откладки яиц серым журавлем на трех стационарах южной границы ареала на востоке Украины

Table 1. Dynamics of Common Crane egg laying in three stations of observation along the southern border of breeding area in the east of Ukraine

Сезон	Число яиц, снесенных в пентаду										Число контролируемых	
	март	апрель						май				
	18 *	19	20	21	22	23	24	25	26	27	яиц	кладок
					Изюмская лука							
1989	–	7	8	–	–	–	–	1	–	–	16	9
1990	1	12	9	3	4	–	–	2	1	1	33	19
1991	1	4	4	15	2	1	1	2	–	–	30	15
1992	–	4	5	1	–	5	3	–	–	–	18	9
1993	–	3	2	6	1	4	1	–	–	2	19	10
1994	–	1	–	–	1	3	–	–	–	–	5	3
1995	–	7	19	5	3	3	2	–	1	–	40	22
1997	–	1	7	7	1	–	2	–	–	–	18	9
1998	–	4	11	4	3	2	–	–	–	–	24	13
Всего:												
абс. значение	2	43	65	41	15	18	9	5	2	3	203	109
отн., %	1,0	21,2	31,9	20,2	7,4	8,9	4,4	2,5	1,0	1,5	100	
					Самарский лес							
1992	4	2	3	5	–	–	2	–	–	–	16	8
1993	2	2	2	–	–	–	3	1	–	–	10	5
Всего:												
абс. значение	6	4	5	5	–	–	5	1	–	–	26	13
отн., %	23,2	15,4	19,2	19,2	–	–	19,2	3,8	–	–	100	
					Серебрянское лесничество							
1997	–	–	4	8	4	–	–	–	–	–	16	8
1998	–	–	6	5	3	–	–	–	–	–	14	7
Всего:												
абс. значение	–	–	10	13	7	–	–	–	–	–	30	15
отн., %	–	–	33,3	43,3	23,4	–	–	–	–	–	100	
					Суммарные данные							
Всего:												
абс. значение	8	47	80	59	22	18	14	6	2	3	259	137
отн., %	3,1	18,1	30,9	22,8	8,5	6,9	5,4	2,3	0,8	1,2		

* Нумерация пентад по Berthold, 1973.

14.05 (средняя — 4,05 ± 2,52) и 17–19.04 (средняя — 18.04) Установлено, что значительная часть самых поздних кладок — повторные; возобновление кладок в случае их оставления или гибели проходило с 4–6-й пентад апреля. Интенсивность появления яиц до медианы (дата снесения половины яиц) была выше, чем после, о чем свидетельствуют коэффициенты вариации сроков их снесения, составившие на Изюмской луке за 9 сезонов 25,3 и 42,1% соответственно.

Анализируя время снесения яиц на 3 стационарах, отметим, что половина из них в кладках (медиана) за эти годы была снесена до 10.04 (табл. 1).

В 1992 г. в Харьковской обл. самые ранние кладки яиц были обнаружены 2.04 и 4.04, поздние — 27.04 и 28.04, а 50% яиц — 10.04; в Днепропетровской обл. соответственно 27.03 и 29.03, 27.04 и 29.04, а половина яиц — 9.04. В 1993 г. первые яйца из кладок серого журавля в Харьковской обл. отмечены 2.04 и 4.04, последние — 12.05 и 14.05, а половина их снесена 14.04; в Днепропетровской обл. соответственно 29.03 и 31.03; 29.04 и 2.05, а половина яиц — 8.04 (табл. 1) *.

* Насколько специальные наблюдения не соответствуют данным, собранным попутно при работе с другими видами птиц, видно из следующего: по наблюдениям В. Л. Булахова и соавт. (1989, с. 52), в Самарском лесу (6 гнезд) «откладка яиц происходила в основном с 23–28.04.», а «в годы с теплой весной – с 12–14.04».

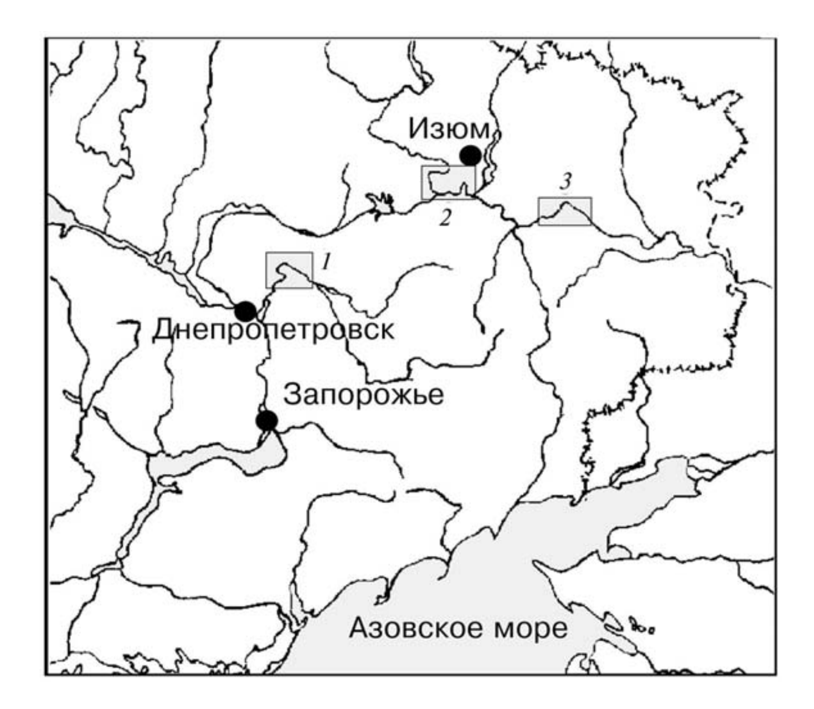


Рис. 1. Стационары на южной границе ареала серого журавля: *1* — Самарский лес; *2* — Изюмская лука; *3* — Серебрянское лесничество.

Fig. 1. Observational stations along the southern border of Common Crane breeding area: *1* — Samarski Forest; *2* — Izyumskaya Bend; *3* — Serebryanskoe Forestry.

Среди небольшого числа контролируемых пар в Днепропетровской обл. было больше раннегнездящихся самок, чем в Харьковской. В подтверждение этому отметим, что в первой из них в эти сезоны контролировали 12 пар: 8 кладок 1992 г. наблюдали в Красносельском, а из 5 кладок 1993 г. — одну наблюдали там же, остальные — в Васильевском лесничестве.

В 1997 г. первые яйца в кладках серого журавля на Изюмской луке отмечены 5.04—6.04, последние — 27.04—30.04, а половина их снесена 11.04; в Серебрянском лесничестве соответственно 7.04—8.04 и 18.04—19.04, медиана — 13.04. В 1998 г. первые яйца из кладок на Изюмской луке — 3.04—4.04, последние — 21.04—23.04, половина их снесена 9.04; в Серебрянском лесничестве соответственно 7.04—8.04 и 16.04—17.04, медиана — 11.04 (табл. 1).

Как видно из вышеизложенного, в Харьковской обл. птицы гнездились несколько раньше, чем в Луганской, т. е. демонстрировали ту же тенденцию (табл. 1). Итак, двухгодичные синхронные наблюдения за динамикой появления яиц на 3 стационарах вдоль южной границы ареала серого журавля показали, что на одной географической широте птицы из более западных точек ареала гнездились раньше, чем из восточных. Так, медианы снесения яиц на стационаре в Днепропетровской обл. приходились на 1—6 (в среднем 3,5) сут раньше, чем на расположенном в 120 км восточнее стационаре в Харьковской обл. (рис. 1). В свою очередь, на харьковском стационаре птицы откладывали половину яиц (в оба сезона) на 2 сут раньше, чем на стационаре в Луганской обл., расположенном на 60 км восточнее (рис. 1).

Фенология размножения и погода сезона. Имеет ли смысл доказывать, что южные популяции широкоареальных видов гнездятся раньше северных? Вероятно, вместо малопрогностичных «раньше» или «позже» необходимо найти количественные критерии, связав динамику размножения с параметрами среды в ареале, — тогда накопление информации о фенологии размножения

будет ориентировано на сравнимые друг с другом данные. Вот почему нас интересовали сезонная изменчивость откладки яиц и средней величины кладки, а также связь этих параметров с погодой периода наблюдений.

Погода сезона и величина кладки. Для поисков этой зависимости мы использовали лишь среднюю величину первых полных кладок, поскольку только они могут быть связаны с погодой сезона. В отношении продуктивности популяции эта группа кладок неоднородна, поскольку, помимо нормальных яиц, включает неоплодотворенные, а также яйца с эмбрионами, погибшими на разных стадиях развития. Поэтому в анализе группа первых полных кладок разбита на 2 подгруппы (табл. 4): а) среднюю первую полную кладку; б) среднее число благополучно вылупившихся (на пару) птенцов (далее — «успешную кладку»).

Как видно из таблицы 2, средняя первая полная кладка за 8 сезонов на Изюмской луке колебалась от 1,846 до 2,0 яиц, а средняя успешная — от 1,625 до 2,0 яиц. Данные о среднемесячных температурах воздуха предгнездового периода (март) и периода откладки большинства яиц (апрель), а также о сумме осадков отражены в таблице 3. На основании этих таблиц, рассчитана корреляция погодных условий, динамики откладки яиц и средней величины кладок серого журавля на Изюмской луке, представленные в таблице 4.

Из 6 коэффициентов корреляции, характеризующих связь погодных условий сезона и производительности популяции, наиболее высоким (хоть и недос-

Таблица 2. Медианы снесения яиц и величина первых полных кладок серого журавля на Изюмской луке

Table 2. Common Crane's median dates of egg laying and size of the first full clutches in the Izyumskaya Bend

Год	Дата снесения половины яиц (медиана)	Среднее количество яиц в кладке	Среднее количество яиц в «успешной» кладке	Количество контролируемых кладок/яиц
1989	06.04	1,875 ± 0,125	1,625 ± 0,263	8/15
1990	07.04	1,813 ± 0,101	1,750 ± 0,144	16/29
1991	13.04	2,0 ± 0,0	1,846 ± 0,154	13/26
1992	10.04	2,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0	8/16
1993	14.04	1,875 ± 0,125	1,875 ± 0,125	8/15
1995	09.04	2,0 ± 0,0	1,875 ± 0,125	16/32
1997	11.04	2,0 ± 0,0	1,857 ± 0,143	7/14
1998	09.04	1,846 ± 0,104	1,846 ± 0,104	13/24

Таблица 3. Среднемесячные температуры воздуха и количество осадков в марте и апреле в период снесения первых кладок серого журавля на Изюмской луке

Table 3. Monthly averages for air temperature and precipitation amount in March and April, weather conditions during the first clutch laying in the Izyumskaya Bend

Год	Март			Апрель				
						первая кладка		
	$t_{средн.}$ на поверхности почвы, °C	$t_{средн.}$ на высоте 2 м над землей, °C	сумма осадков, мм	$t_{средн.}$ на высоте 2 м над землей, °C	сумма осадков, мм	дата	$t_{средн.}$ воздуха, °C	сумма осадков, мм
1989	–	5,31	25,4	10,26	64,2	02.04–10.04	4,62	29,6
1990	–	5,65	34,3	11,06	40,8	30.03–14.04	9,53	33,0
1991	–	–0,46	9,8	9,77	17,0	31.03–15.04	7,86	1,5
1992	–	3,91	24,0	7,94	49,5	02.04–12.04	8,57	9,7
1993	–0,54	0,43	46,9	8,05	29,2	02.04–16.04	6,83	13,4
1995	5,22	3,31	50,4	10,84	74,1	01.04–13.04	6,48	45,3
1997	3,39	0,79	65,2	6,70	58,2	06.04–18.04	5,55	51,0
1998	1,11	3,25	–	10,70	–	03.04–17.04	10,35	–

товерным для 8 сезонных наблюдений), оказался коэффициент (r = 0,60) между медианой откладки яиц и средней величиной успешных кладок (табл. 4; III, 1b). При существующей связи этих параметров для преодоления первого (5%-ного) порога вероятности необходимы 11 сезонов наблюдений.

Погода сезона и сроки откладки яиц. Отражающие эти особенности коэффициенты корреляции рассчитаны на основании данных таблиц 2 и 3 и представлены в таблице 4.

Среди недостоверных коэффициентов корреляции (табл. 4, II, 4; r = −0,67), наиболее высока связь температуры на поверхности почвы в предгнездовой период и медианы снесения яиц (табл. 2, 3). Хотя он рассчитан лишь для 4 сезонов (для других — метеоданные отсутствуют).

Учитывая, что в годы наблюдений на Изюмской луке распределение дат снесения яиц весьма неоднородно и 71,8% яиц снесены в 1—3 пентадах апреля, а медиана их откладки ни разу не «перевалила» за середину месяца, температуры и осадки 2-й его половины не имеют отношения к датам снесения яиц в 1-й половине апреля. В таблице 3 приведены данные температуры воздуха и осадков в марте и апреле, а также в том периоде последнего, когда были снесены яйца первых кладок. Как и следовало ожидать, корреляция средних температур периода снесения яиц (I и II декады апреля) и медианы их откладки отсутствует (табл. 4; II, 2), а корреляция между суммой осадков этого периода и медианой снесения яиц невысока и недостоверна (табл. 4; II, 3). Предполагая, что период быстрого синтеза яйца у самок журавля длится около 1—2 недель (Дольник, 1995), трудно представить механизм реагирования несущихся самок на количество осадков и изменения температуры, сопровождающие откладку яиц.

Как видно из таблиц 2 и 3, на стационаре Изюмская лука дата появления половины яиц в гнездах серого журавля за 8 сезонов колебалась от 6.04 до 14.04,

Таблица 4. Корреляция погодных условий, сроков откладки яиц и величины кладки серого журавля на Изюмской луке

Table 4. Relationship between weather conditions, dates of egg laying and Common Crane's clutch size in the Izyumskaya Bend

Показатель	Коэффициент корреляции	Достоверность коэффициента корреляции *
I. Погода и величина кладки		
Средняя температура воздуха предгнездового периода (март):		
средняя величина первой полной кладки	−0,49	t_{vers} = 1,38 < t_{Tab} (16; 5%) = 2,4
средняя величина «успешной кладки»	−0,43	t_{vers} = 1,15 < t_{Tab} (21; 5%) = 2,4
Сумма осадков предгнездового периода:		
средняя величина первой полной кладки	0,06	t_{vers} = 0,13 < t_{Tab} (1069; 5%) = 2,6
средняя величина первой «успешной» кладки	0,13	t_{vers} = 0,30 < t_{Tab} (228; 5%) = 2,6
II. Погода и сроки откладки яиц		
Сумма осадков в марте — дата медианы снесения яиц	0,08	t_{vers} = 0,18 < t_{Tab} (604; 5%) = 2,6
Средние температуры первой и второй декад апреля — дата медианы снесения яиц	0	t_{vers} = 0,001 < t_{Tab} (38407;5%) = 2,4
Сумма осадков первой и второй декад апреля — дата медианы снесения яиц	−0,47	t_{vers} = 1,18 < t_{Tab} (18; 5%) = 2,6
Средние температуры на поверхности почвы в марте — дата медианы снесения яиц	−0,67	t_{vers} = 1,27 < t_{Tab} (9; 5%) = 4,3
III. Время снесения яиц и величина кладки		
Дата медианы снесения яиц:		
средняя величина первой полной кладки	0,41	t_{vers} = 1,10 < t_{Tab} (23; 5%) = 2,4
средняя величина первой «успешной» кладки	0,60	t_{vers} = 1,85 < t_{Tab} (11; 5%) = 2,4

* t_{vers} — критерий достоверности данного коэффициента корреляции; t_{Tab} — табличное значение критерия достоверности для первого (5%-ного) порога вероятности и количество сезонов наблюдений необходимых для этого, при том же значении коэффициента корреляции.

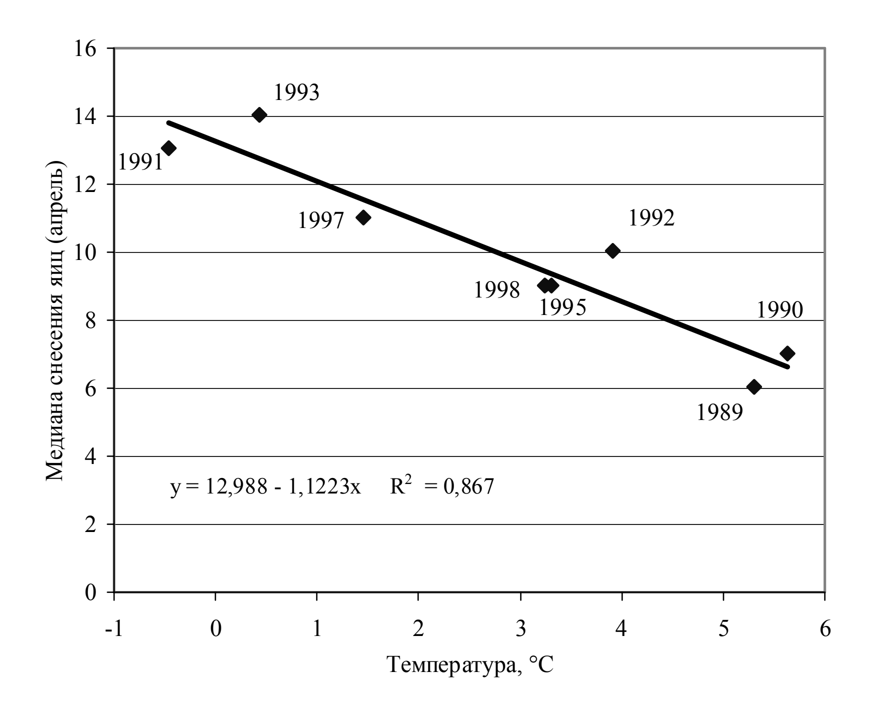


Рис. 2. Средние тепературы воздуха предгнездового периода и медианы снесения яиц серым журавлем на Изюмской луке.

Fig. 2. Average air temperatures before Common Crane breeding period and median dates of egg laying in the Izyumskaya Bend. Median dates of egg laying (April). Temperature, °C.

а среднесуточные температуры предгнездового периода (март) — от −0,46 до +5,65°С, составив в среднем 2,77 ± 0,86°С (Cv = 82,3%).

Оказалось, что коэффициент корреляции между средними температурами воздуха предгнездового периода (март) и медианой снесения яиц составлял в разные сезоны от −0,98 до −0,93 и был достоверным, начиная с 5-го сезона ($r = -0{,}95$; $t_{Vers} = 5{,}26 > t_{Tab}$ (5;5%) = 3,2), а позднее его достоверность возрастала, превысив на 8-й сезон высший порог ($r = -0{,}93$; $t_{Vers} = 6{,}25 > t_{Tab}$ (8; 0,1%) = 6,0). Выравнивание графика (рис. 2) методом наименьших квадратов позволило рассчитать функцию, представляющую собой прямую: $y = 12{,}988 - 1{,}1223\,x$, где y — дата медианы снесения яиц (апрель), x— средняя температура воздуха предгнездового периода (март).

Итак, откладка яиц в локальной популяции (на юге ареала) происходит тем позднее, чем ниже среднесуточные температуры предгнездового периода. Предложенная формула показывает, что даты снесения половины яиц в локальной популяции серого журавля сдвигаются на 1,12 сут при изменении средних температур предгнездового периода на 1,0°С.

Обсуждение

Механизм этого феномена представляется следующим. Температуры марта определяют сроки наступления весенней активности наземных насекомых и водных беспозвоночных, а глубина оттаивания почвы, особенно во влажных местообитаниях — доступность для журавлей корневищ водных и земноводных растений, личинок и имаго насекомых. Эти эктотермные организмы, составляющие кормовую базу, теснее, чем журавли, связаны с температурными условиями сезона (Винтер, 1991). За предгнездовой период птицы должны подгото-

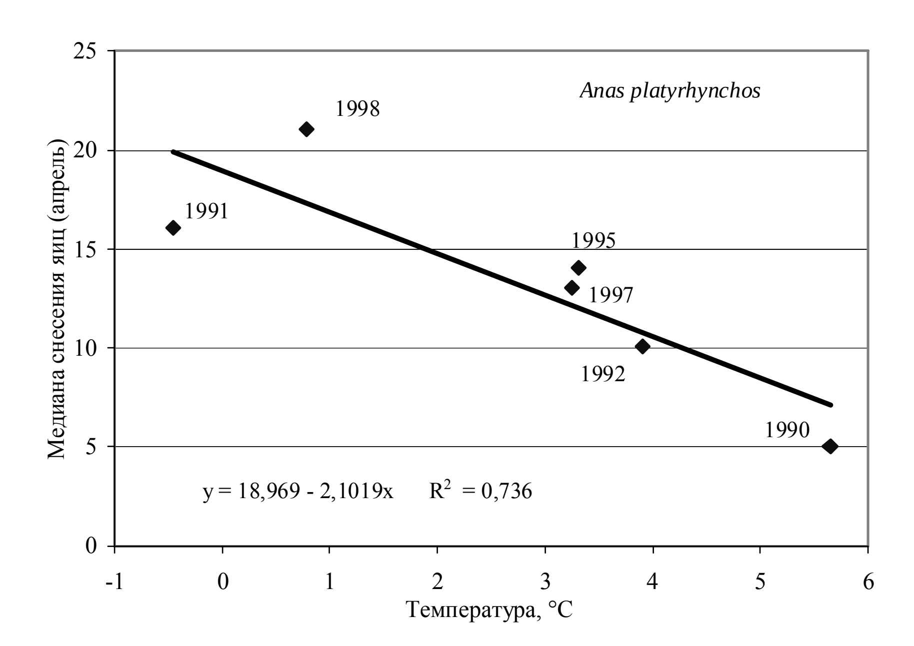


Рис. 3. Средние температуры воздуха предгнездового периода и медианы снесения яиц кряквой на Изюмской луке.

Fig. 3. Average air temperatures before Mallard Duck breeding period and median dates of egg laying in the Izyumskaya Bend. Median dates of egg laying (April). Temperature, °C (March).

виться к очень существенным энергозатратам на репродукцию (Ильина, Федорянская, 1982; Дольник, Дольник, 1982; Дольник, 1985). Разрешающая эту возможность среда определяет величину сезонного сдвига сроков размножения готовностью кормовой базы.

Параллельно на сроки гнездования журавлей влияют и температурно-механические факторы, определяющие готовность стаций к гнездованию. В 1991 г. из-за самой поздней весны среднесуточные температуры марта были на 3,23°C ниже средней за 8 сезонов (табл. 3), что задержало оттаивание воды в ольшаниках. К началу апреля ото льда освободились лишь залитые перестойные ольшаники с высокой сомкнутостью древостоев и редкой или отсутствующей травянистой растительностью. Первые кладки появились здесь в начале апреля (табл. 1, 2). На участках разновозрастных ольховых вырубок из-за более редкого

Таблица 5. Средняя температура воздуха предгнездового периода (t) и дата медианы откладки яиц (b) кряквой (*Anas platyrhynchos*) и певчим дроздом (*Turdus philomelos*) на Изюмской луке

Table 5. Average air temperatures before breeding period (t) and median dates of egg laying (b) for Mallard Ducks (*Anas platyrhynchos*) and Song Thrushs (*Turdus philomelos*) in the Izyumskaya Bend

Год	*Anas platyrhynchos*			*Turdus philomelos*		
	t, °C 01.03–31.03	b	Количество яиц/кладок	t, °C 20.03–20.04	b	Количество яиц/кладок
1990	5,65	05.04	35/4	10,12	18.04	35/8
1991	−0,46	16.04	35/4	–	–	–
1992	3,91	10.04	48/5	–	–	–
1993	–	–	–	6,20	02.05	15/3
1995	3,31	14.04	54/6	6,80	28.04	38/8
1997	0,79	21.04	20/2	3,20	02.05	14/3
1998	3,25	13.04	18/2	7,80	23.04	5/1
Среднее	2,74	13.04	35/3,8	6,82	26.04	21,4/4,6

древостоя, а потому более плотного травянистого покрова, оттаивание льда происходило значительно медленнее. Так, 8.04—10.04 здесь протаяли лишь тропы, а места с прошлогодней осокой покрывал 15—20-сантиметровый слой льда, частично оттаявший лишь у дна. В ожидании оттаивания воды в ольшаниках большинство пар журавлей начали кладку позднее и более 65% яиц были снесены во II—III декадах апреля, а дата появления 50% яиц приходилась на 13.04 (против 6.04 в 1989 г. и 7.04 в 1990 г.; табл. 2). Разница дат снесения половины яиц в 1989 и 1990 гг., с одной стороны, и в 1991 г. — с другой, была достоверна по критерию Стьюдента ($\beta > 0{,}99$).

Итак, низкие температуры предгнездового периода влияют на сроки размножения серого журавля как опосредованно (через состояние кормовой базы), так и непосредственно механически (невозможность постройки гнезда на льду).

Вероятно, впервые связь времени откладки яиц и условий питания в предгнездовой период показана Л. О. Белопольским (1957) на примере морских колониальных птиц, позднее это было подтверждено на других видах (Lloyd, 1979; Ojanen et al., 1981; Wooler, Dunlop, 1981; Евдокимов, 1982; Becker et al., 1985). Зависимость поведения птиц от температурных условий, в которых происходит подготовка к гнездованию или откладка яиц, к настоящему времени известна нам для *Parus major* L., *P. caeruleus* L., *P. palustris* L., *Ficedula hypoleuca* (Pall.) (Schmidt, Hamann, 1983; Fargallo, Johnston, 1997), *Sitta europea* L. (Schmidt et al., 1992; Winkel, Hudde, 1996), *Dendrocopos leucotos* (Bechst.) (Hogstad, Stenberg, 1997), *Milvus milvus* (L.) (Mammen, Stubbe, 1995), *Sterna hirundo* L. (Becker et al., 1985), *Grus grus* (Winter, 1996). Весьма вероятно, что связь между сроками гнездования и температурами предгнездового периода характерна для большинства птиц, населяющих умеренные широты с сезонным климатом.

О видоспецифичности зависимости сроков яйцекладки от температуры предгнездового периода свидетельствуют и собранные попутно на Изюмской луке

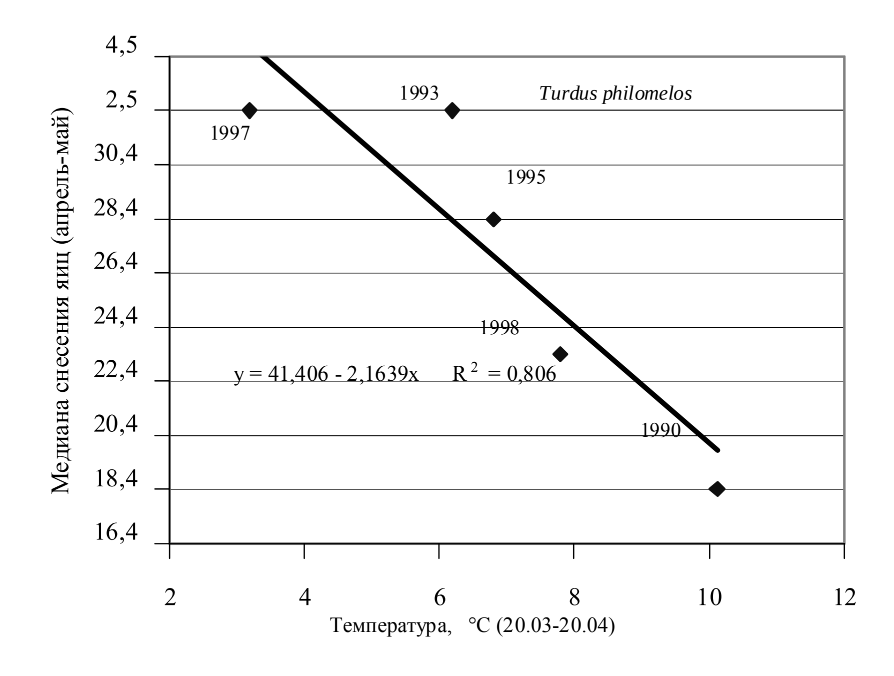


Рис. 4. Средние температуры воздуха предгнездового периода и медианы снесения яиц певчим дроздом на Изюмской луке.

Fig. 4. Average air temperatures before Song Thrush breeding period and median dates of egg laying in the Izyumskaya Bend. Median dates of egg laying (April—May). Temperature, °C (20.03—20.04).

данные об *Anas platyrhynchos* L. (6 сезонов, 27 гнезд, 245 яиц) и *Turdus philomelos* C. L. Brehm (5 сезонов, 23 гнезда, 107 яиц), соседствующих с серым журавлем (табл. 5). Коэффициенты корреляции для этих видов составили соответственно −0,86 (t_{Vers} = 3,34 > t_{Tab} (5; 5%) = 2,8) и −0,90 (t_{Vers} = 3,53 > t_{Tab} (5; 5%) = 3,2), т. е. были столь же высоки, как и для серого журавля, а зависимость была также линейной (рис. 3, 4). Вероятно, при увеличении числа ежегодно контролируемых у этих видов гнезд подтверждалась бы более тесная связь этих параметров.

Несомненно, реакция размножающихся видов птиц на температуры предгнездового периода имела отношение к формированию современных очертаний ареалов. Эту реакцию возможно описать на всем ареале серого журавля, если исходить из многолетних наблюдений в нескольких удаленных точках по данным для введения в общую формулу долготных и широтных поправок. Эта формула даст возможность рассчитывать сроки планируемых исследований для точек, где они не проводятся. Аналогичные наблюдения других видов семейства Gruidae и их соседей по биотопам дадут обширный материал для анализа особенностей адаптации птиц к климату умеренных широт.

Авторы искренне признательны А. А. Шевцову, Ю. А. Андрющенко, А. А. Атемасову и В. В. Ветрову, участвовавшим в полевых работах, а также заведующей Изюмской метеостанцией И. В. Сергиенко, любезно предоставившей данные о температурах и осадках. Мы сердечно благодарны В. А. и Н. П. Синьковым и С. И. Дмитренко за помощь в организации полевых работ.

Белик В. П., Ветров В. В. Серый журавль в бассейне Северского Донца // Редк., малочисл. и малоизуч. птицы Сев. Кавказа : Материалы науч-практ. конф. — Ставрополь, 1990. — С. 12–18.
Булахов В. Л., Губкин А. А., Губкин А. А. Серый журавль на Днепропетровщине // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграц. птиц. № 21. Изучение серого журавля в СССР. — Тарту, 1989. — С. 51–53.
Вальх Б. С. Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии. Перечень птиц, найденных в губернии с 1892 г. по 1910 г. // Орнитол. вестник. — 1911. — № 3–4. — С. 240–271.
Винтер С. В., Горлов П. И., Шевцов А. А. Распределение и численность гнездящихся серых журавлей на юге Харьковской области // Материалы Всесоюз. науч.-метод. совещ. зоологов педвузов. — Махачкала, 1990. — Ч. 2. — С. 40–42.
Винтер С. В., Горлов П. И., Шевцов А. А. Сколько гнезд строит серый журавль? О структуре популяции и «детских площадках» серого журавля на Украине // Птицы бас. Сев. Донца. — Харьков, 1996. — Вып. 3. — С. 52–62.
Гавриленко Н. Птицы Полтавщины. — Полтава, 1929. — 134 с.
Гаврись Г. Г., Слюсар Н. В. Серый журавль (Grus grus) в бассейне реки Ворскла // Пр. Укр. орнітол. тов-ва. — К., 1996. — Т. 1. — С. 68–76.
Грищенко В. Н. К распространению серого журавля в Киевской области // Журавли Палеарктики. —. Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 137.
Данилович А. П. Обзор весеннего прилета и пролета в окрестностях г. Киева за 1920–1931 гг. // Зоол. журн. — 1933. — **12**, вып. 2. — С. 129–132.
Кістяківський О. Б. Птахи. — К. : Вид-во АН УРСР, 1957. — 432 с.— (Фауна України; Т. 4).
Плохинский Н. А. Биометрия: Изд. 2-е. — М. : Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.
Сиохин В. Д. Распределение и численность журавлей на северном побережье Азовского моря и Сиваше // Журавли в СССР. — Л., 1982. — С. 141–143.
Сомов Н. Н. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. — Харьков, 1897. — 680 с.
Судиловская А. М. Серый журавль Grus grus L. // Птицы Советского Союза. — М. : Сов. наука, 1951. — Т. 2. — С. 102–114.
Флинт В. Е. Серый журавль — Grus grus (Linnaeus, 1758) // Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные. — Л. : Наука, 1987. — С. 266–279.
Яремченко О. А., Шейгас И. Н, Легейда И. С. Серый журавль в Полесском заповеднике // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграц. птиц. Изучение серого журавля в СССР. — Тарту, 1989. — № 21. — С. 47–50.
Bylin K. Some aspects of the breeding biology of Common Crane Grus grus during the breeding season // Fågelvärld. — 1980 a. — P. 15–19.
Bylin K. A comparison of different methods of censusing breeding Cranes Grus grus // Fågelvärld. — 1980 b. — P. 21–24.
Goebel H. Die Vögel des Kreises Uman, Gouvernement Kiew, mit besonderer Rücksicht auf ihre Zugverhältnisse und ihre Brutgeschäft. — SPb., 1879. — 238 S. — (Beitr. Kennt. Russ, Reiches u. angrenz. Länder Asiens; Folge 2).
Heinroth O., Heinroth M. Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 3. — Berlin : Lichterfeld, 1928. — S. 87–114.

Johnsgard P. A. Cranes of the world. — Bloomington, 1983. — 255 P.
Karlin A., Raivio S. Crane research in Finland in 1983 // Aquila. — 1987. — N 93–94. — P. 39–48.
Makatsch W. Der Kranich. 2. Au. X. Brehm-Büch. 229. — 1970. — 132 S.
Makatch W. Die Eier der Vögel Europas. — 1974. — **1**. — 468 S.
Mewes W. Der Bestand des Kranichs, Grus grus (L., 1758), in den drei Nordbezirken der DDR // Arch. Natursch. Landschaftsforsch. — 1980. — N 20. — S. 213–234.
Mewes W. Katalog für Habitate des Kranichs zur Brutzeit und Anleitung zur Datenerfassung in einer Kartei // Bezirksnaturschutzbehörde. — Potsdam, 1988. — 21 S.
Moll K. H. Kranichbeobachtungen aus dem Müritzgebiet // Beitr. Vogelk. — 1963. — N 8. — S. 221–253, 368–388, 412–439.
Moll K. H. Grus grus — Kranich // Handbuch der Vögel Mitteleuropas. — Frankfurt/M., 1973. — **5**. — S. 567–605.
Niethammer G. Handbuch der deutschen Vogelkunde. — Leipzig, 1942. — **3**. — 568 S.
Nilsson S. G. Seasonal changes in census efficiency of birds at marshes and fen mires in southern Sweden // Holoarc. Ecology. — 1982 a. — **5**, N 1. — P. 55–60.
Nilsson S. G. Differences in the breeding success of the Common Crane (Grus grus) between south and central Sweden // J. Orn. — 1982 b. — **123**. — P. 93–95.
Prange H., Alonso J. A., Alonso J. C. et al. Der Graue Kranich, Grus grus. — Wittenberg Lutherstadt, Ziemsen, 1989. — 272 S.
Walkinshaw L. H. Crane of the World. — New York : Winchester Press, 1973 a. — 370 p.
Walkinshaw L. H. Grus grus: number of egg records from northern Europe // The Cranes. — 1973 b. — **1**, N 1. — P. 3.
Winter S. V. New finding on palearctic crane research // Third European Crane Workshop. Stralsund. Germany. — 1996. — P. 58.
Winter S. V., Gorlov P. I., Andrjushchenko J. A. Neues aus der Forschung zu palaarktischen Kranichen // Die Vogelwelt. — 1999. — **120**, Hf. 4. — S. 367–376.